Denisia 13 | 17.09.2004 | 619-633

Artbegriffe und die Struktur der Biologischen Art[1]

R. WILLMANN

Abstract: Species concepts and the structure of the biologiscal species. — The Biological Species Concept and its equivalent in botany, the Syngameon Concept sensu GRANT attempt to describe species as real units of nature (natural things). Taxonomists using these concepts formulate hypotheses on the limits and numbers of natural species. The present contribution discusses the justification of considering species to be natural kinds and thus as mere concepts (in contrast to natural things). Comparison of the evolutionary species concept and so called phylogenetic species concepts with the Biological Species Concept shows that the former contain elements leading to arbitrariness and erection of species taxa as classes. It is impossible to formulate scientific hypotheses on species as classes (which include many kinds of paraphyletic species) cannot be. Due to the existence of several possibilities to delimit paraphyletic species different contradictions to the principles of phylogenetic systematics may result. However, principal contradictions exist between the phylogenetic system and the Biological Species Concept (for example, biospecies may be paraphyletic although they are natural units).

Key words: species concepts, phylogenetic systematics, species as natural things versus species as natural kinds.

Einleitung

Alle Biologen setzen sich mit organismischen Arten auseinander. Aber: Wie viele Arten gibt es? Und was ist eine Art? Nach vielen Autoren existieren etwa 9000 Arten von Vögeln, nach anderen 10.000, nach einigen aber ungefähr das Doppelte. Sind bisher rund 1.400.000 Insekten-Arten bekannt oder nur 1,2 Millionen oder gar nur 962.500 (vgl. DATHE 2003, WHEELER & PLATNICK 2000, WILLMANN 2003)? Die Ursachen für diese Diskrepanzen liegen wesentlich in den verschiedenen Artkonzepten, die den Zählungen zu Grunde gelegt wurden, denn verschiedene Artkonzepte führen, wie CRACRAFT (2000: 6) es scheinbar lapidar ausdrückte, zu unterschiedlichen Einteilungen der Natur.

In einem sind sich alle Biowissenschaftler einig: Arten sind Objekte. Ein Objekt aber ist entweder ein Ding oder ein Konstrukt. Die Welt besteht aus Dingen, d.h. aus konkreten oder materiellen Objekten, die sich durch Eigenschaften auszeichnen. Konstrukte sind hingegen gedankliche Schöpfungen. Die Frage ist nun, ob Arten Dinge oder Konstrukte sind.

Angesichts der organismischen Vielfalt hat der Mensch zunächst Arten unterschieden, beschrieben und benannt, wobei der Grad der Übereinstimmung zwischen Einzelorganismen einerseits bzw. Unähnlichkeiten andererseits die Artgrenzen bestimmten. Damit wurden Arten im Sinne von Ähnlichkeitsklassen geschaffen. Da die Entscheidung darüber, welche Organismen zu einer solchen Ähnlichkeitsklasse gerechnet werden sollten, ausschließlich subjektiv gefällt werden kann, war auch der Umfang solcher Arten subjektiv bestimmt. Damit wurde auch die Zahl der Arten willkürlich. Arten in diesem Sinne sind Konstrukte. Sie können allerdings zufällig in ihrem Umfang real existierenden Arten entsprechen, sind aber keine historischen Entitäten.

Es hatte eine lange Debatte darüber gegeben, ob es real existierende Arten überhaupt gibt. Das lag daran, dass man sich nicht im Klaren darüber war, ob es natürliche Artgrenzen gab und von welcher Beschaffenheit diese waren. Dies wiederum war dadurch bedingt, dass man nicht wusste, was man als das Wesen der Art herausstellen sollte. Mit dem Prinzip, sich auf strukturelle Übereinstimmungen zu konzentrieren, war man in eine Sackgasse geraten: Als sich alle organismischen Strukturen als evolutiv wandelbar erwiesen hatten, musste logisch richtig geschlossen werden, dass es eigentlich keine Grenzen zwischen den Merkmalsdifferenzen geben konnte, die man in der präevolutionären Biologie als Artunterschiede herausgestellt hatte. Dennoch sah man durchaus diskrete Einheiten in der Natur und suchte sie zu charakterisieren. Damit eröffnete sich ein generelles Problem, denn eine vollständige Wissenschaft muss sowohl eine Theorie über die zugrundeliegende Realität

[1] Herrn Univ.-Prof. Dr. H. Aspöck zu seinem 65. Geburtstag – verbunden mit einem besonderen Dank: Herr Aspöck hatte mir als damals 22 jährigem einst eine umfangreiche Sammlung von Mecopteren überlassen. Darunter befand sich eine bis dato unbekannte Skorpionsfliege, die erste von mir neu beschriebene Art überhaupt: Panorpa aspoecki Willmann 1973. Dass dies zu einem wissenschaftlichen Werdegang in besonderer Weise ermutigte, wird man leicht nachvollziehen können.

bieten (Ontologie) als auch Vorstellungen über die Wege, über die Kenntnisse über jene Realität gewonnen werden können (Epistemologie) (vgl. SOBER 1988).

Die in der Natur existierenden Arten zu erfassen ist äußerst schwierig, denn es bedarf tiefer Einblicke in die Vielfalt des Lebens, einer konzeptionellen Bewältigung des Beobachteten und dann wieder der kritischen Bewertung des Gesehenen im Rahmen der Konzepte. Mit zunehmendem Forschungsstand sahen sich die Zoologen bald einer ungeheuren Fülle von Taxa gegenüber, die man auf dem kategorialen Niveau der Art beschrieben hatte. Beispielsweise hatte LOCARD um 1880 aufgrund geringfügiger Abweichungen 251 Arten der Süßwassermuschel *Anodonta* LAMARCK 1799 in Frankreich unterschieden. Nun hatte Darwin betont, dass Arten variieren, dass Variation die Voraussetzung für Evolution per Selektion sei. Also wurden nun in einem ersten Schritt all jene rezenten Formen, zwischen denen man graduelle Übergänge finden konnte, als Angehörige nur einer variablen Art aufgefasst. Immer noch handelte es sich dabei aber um ein merkmalsbezogenes Artkonzept. Andererseits gibt es Lücken zwischen den verschiedenen Variationsspektren. Diese unüberbrückten Unterschiede deutete man, wie man später mit Hilfe von genetischen Untersuchungen bestätigen konnte, oft zutreffend als Hinweis auf reproduktive Lücken bzw. auf genetische Isolation. Im Anschluss daran wurde die Bezeichnung 'Art' auf genetisch voneinander isolierte Einheiten übertragen. Das entsprechende Konzept wird als 'Biologisches Artkonzept' bezeichnet (MAYR 1942, 1957: 379, 2000b: 94). In der Botanik bezeichnet man seit GRANT (1957: 67) eine reproduktiv isolierte Einheit („the most inclusive interbreeding population") als Syngameon: Ein Syngameon ist die Gesamtheit aller Arten oder Semispezies, die durch gelegentliche oder häufige Hybridisierung miteinander verbunden sind. Wichtig ist dabei, dass das Artkriterium absolute genetische Isolation ist, denn sonst ist das Konzept theoretisch nicht eindeutig und offen gegenüber einer Willkür in der Anwendung (KEY 1981, WILLMANN 1985, MEIER & WILLMANN 2000).

Mit diesem Erkenntnisstand wurde ein neuer Forschungsauftrag an die Taxonomen gerichtet: Sie hatten nun festzustellen, wo in der Natur – das heißt, zwischen welchen Individuengruppen – diese reproduktiven Lücken bestehen. Artgrenzen wurden nun gesucht, nicht mehr wie nach einem merkmalsbezogenen Artkonzept festgelegt. Der Taxonom wurde erst damit zum echten Naturwissenschaftler: Er bestimmte nicht mehr willkürlich die Artgrenzen – und zwar von Arten im Sinne von Ähnlichkeitsklassen mit frei wählbaren Merkmalen –, sondern er ermittelte sie.

Unter den Pflanzen gibt es viel wenigere reproduktiv isolierte Einheiten als unter den Tieren, und innerhalb dieser Einheiten besteht oft eine strukturelle Variabilität, wie sie bei Tieren im allgemeinen nicht vorkommt. Zum Beispiel umfasst *Rosa* LINNAEUS 1753 rund 200 nominelle Arten, die nach merkmalsbezogenen Artauffassungen unterschieden werden, doch dabei handelt es sich um einen einzigen interfertilen Formenkomplex, also um eine einzige Biospezies. Hier die Artnamen auf reproduktive Einheiten zu übertragen hieß, sehr viele in der Literatur etablierte 'Arten' (Arten im Sinne von Konstrukten) aufzugeben.

Zoologen und Botaniker erkennen also gleichermaßen an, dass die Vielfalt des Lebens ab einer bestimmten phylogenetischen Stufe in reproduktiv bzw. genetisch isolierte Einheiten gegliedert ist. (Unter niedrigeren Organismen erfolgt auf breiter Front Genaustausch, das heißt, ursprünglich existierte organismische Vielfalt ohne eine vergleichbare Gliederung durch genetische Isolation.) Hierüber gibt es somit keinen naturwissenschaftlichen Disput. Die Ursache für viele sogenannte Art-Probleme sind vielmehr Tradition und die unterschiedliche Denomination der natürlichen Einheiten: Das, was in der Zoologie nach dem Biospezies-Konzept 'Art' heißt, wird in der Botanik als 'Syngameon' bezeichnet. Viele Arten der Botaniker würden in der Zoologie als Subspezies bezeichnet werden. Andererseits kennzeichnet absolute reproduktive Isolation zwischen nächstverwandten Pflanzen-Taxa oft jenes kategoriale Niveau, das man derzeit als Familie bezeichnet (MISHLER & THERIOT 2000b: 179).

Aber erst der Ansatz, Arten als reproduktiv voneinander isolierte Einheiten aufzufassen, gibt dem Artbegriff wissenschaftliche Relevanz. Seit 150 Jahren streiten sich Entomologen, ob es eine oder zwei einander ähnliche Arten von *Panorpa* LINNAEUS 1758 (Insecta: Mecoptera) in Mitteleuropa gibt, nämlich *Panorpa communis* LINNAEUS 1758 und *P. vulgaris* IMHOFF & LABRAM 1845. Die Problematik könnte den Entomologen gleichgültig sein, wenn Arten Ähnlichkeitsklassen wären, denn dann wäre die Antwort etwas rein Persönliches. Wenn man aber nicht von einem merkmalsbezogenen Artkonzept ausgeht, sondern davon, dass Arten genetisch isolierte Systeme sind, lässt sich die Frage objektiv klären. Und so haben SAUER und HENSLE (1977) geprüft, ob die beiden Formen reproduktiv voneinander isoliert sind. Zumindest regional ist das der Fall. Es kann sein, dass sich andernorts die Situation anders verhält. Damit bestünde vielleicht der spannende Fall zweier nahe verwandter Formen, die in komplizierter Weise noch nicht völlig reproduktiv voneinander isoliert sind, d.h. sich am Übergang zur Entstehung zweier Arten oder zur Fusion zweier partiell genetisch isolierter Formen befinden.

Am Harzrand existiert eine kleine Population von *Panorpa communis*, in der ungewöhnlich viele Individuen rötliche Augen haben. Sicher ist dies genetisch bedingt. Die Population hat damit einen anders zusammengesetzten Genpool als andere Populationen. Da aber letztlich alle Populationen und Individuen voneinander verschie-

den sind, kann man in eine reine Feststellung von Unterschieden kein wissenschaftlich relevantes Artkonzept einbringen. Biologisch bedeutsamer ist es zu prüfen, ob diese Population von allen anderen reproduktiv isoliert ist (sie ist es sicher nicht).

Arten im Sinne reproduktiv bzw. genetisch isolierter Einheiten sind zu jedem Zeitpunkt ihrer Existenz genetisch geschlossene materielle Systeme. Als Systeme sind sie Dinge. Arten im Sinne von Einheiten der Natur entstehen und vergehen; sie haben Individualität. Sie existieren objektiv, unabhängig davon, ob ein Mensch sie erkennt oder nicht. WHEELER & PLATNICK (2000b: 143) fassten diese Ansicht mit den Worten zusammen: „We [...] believe that species exist and that they are discoverable."

Das ist im Prinzip nichts Neues: BRAUER (1885) beispielsweise hatte geschrieben: „Im Sinne der Descendenztheorie sind die systematischen Kategorien [Taxa] nicht blosse willkürliche Abstractionen des menschlichen Geistes. ... Die Art ist für einen Zeitraum objectiv. ... Die Art ist aber nichts für alle Zeiten Unveränderliches ... sondern sie entsteht eben und vergeht in unbestimmter Zeit. Entstehen und Vergehen sind aber die Grenzen des zeitlich Existierenden. ... Wäre die Art nicht vorhanden, so wäre es überflüssig, über deren Entstehung nachzudenken" (z.T. umgestellt). Diese Aussagen finden wir teils konkretisiert, teils unter neuerer begrifflicher Fassung in der heutigen Literatur wieder.

BRAUER hatte die Frage nach der Entstehung der Arten aufgeworfen, ohne eine präzise Antwort zu geben. Nach dem Biologischen Artkonzept bzw. Arten im Sinne eines Syngameon sensu GRANT sind Spezies genetisch oder reproduktiv voneinander isolierte Einheiten. Somit sind Arten durch das Auftreten von reproduktiver Isolation entstanden und durch sonst nichts. Dieser Vorgang wird als Speziation bezeichnet und impliziert die Auflösung einer Stammart in ihre Tochterarten (WILLMANN 1985, 1989; vgl. auch die Diskussionen in WHEELER & MEIER 2000).

Arten als dingliche Systeme und als Konzeptionen im Sinne von dingäquivalenten Klassen

Arten als Dinge

MAHNER & BUNGE (1997: 5-4, 24-26, 216) haben herausgestellt, dass mehrere besonders interagierende Dinge ein System bilden. Systeme (und auch vergleichsweise locker zusammengefügte Aggregate) wiederum sind ebenfalls Dinge. Wenn man dies auf biologische Arten überträgt, kommt man zu folgendem Schluss: Die Interaktionen artidentischer Individuen wie Reproduktion (oft inklusive einer Brutfürsorge), Genaustausch, wechselseitiger Schutz, Schwarm- oder Herdenbildung etc. sind gewiss intensiv; eine Art ist somit ein System und damit ein Ding oberhalb der Stufe des Einzelorganismus. Im Einklang damit werden Arten häufig auch als überorganismische Individuen aufgefasst.

Diese Ansicht lässt sich weiter begründen: (a) Dinge haben, wie oben gesagt, Eigenschaften. Keine Eigenschaft könnte sich in einem Konstrukt ausbreiten. Da sich Eigenschaften aber sehr wohl über eine Art ausbreiten können, ergibt sich aus dieser Betrachtung, dass es sich bei einer Art nicht um ein Konstrukt, sondern um ein Ding handelt, oder, in einer wiederholt benutzten Formulierung, um eine reale Einheit der Natur. (b) Ein jedes aus Teilen zusammengesetzte resultierende Ding (materielles System) soll nach MAHNER & BUNGE (1997, siehe auch AX 1995: 14) neue – sogenannte emergente – Eigenschaften haben, die bei seinen Komponenten nicht vorkommen. Die emergente Eigenschaft von Arten ist die genetische Isolation; auf der Organisationsstufe der Population existiert sie noch nicht.

Als ein Ding hat eine jede Art (wie eine Population, wie ein Einzelorganismus) eine bestimmte Existenzdauer, eine Geschichte, und während dieser Geschichte können einige Subsysteme dieser Art verschwinden oder hinzukommen. Das Schicksal der Subsysteme einer Art macht die Geschichte der ganzen Art aus. Allgemein ausgedrückt: Wie alle materiellen Dinge verändern sich auch die Arten.

Im Unterschied zu einer Population ist eine Art eine genetisch isolierte Einheit. Eine Art kann eine oder mehrere Populationen umfassen. Die zeitliche Begrenzung der Art ergibt sich aus dem Auftreten reproduktiver Isolation. Etwas anderes sind unsere Vorstellungen von diesen Einheiten.

Arten als natürlichen Dingen äquivalente Konzepte

BUNGE (1979), MAHNER (1993, 1994) und AX (1995) aber haben demgegenüber die Frage aufgeworfen, ob Arten nicht als Dinge, sondern vielmehr als Konzeptionen im Sinne von 'natural kinds' (natürlichen Dingen äquivalente Klassen, oft unglücklich als „natürliche Äquivalenzklassen" bezeichnet) aufgefasst werden sollten. Das Konzept der 'natural kinds' will die etwas schroffe Vorstellung überwinden, es gebe einerseits raum-zeitliche Individualien [Individuen], die Eigennamen bekommen können und aus Teilen (Komponenten) bestehen und andererseits über Prädikate definierte abstrakte Universalien (Klassen). 'Natural kinds' sind Konzepte, die sich so eng wie möglich an Gegebenheiten der Natur orientieren, d.h. Vorstellungsbildungen (und damit Klassen), zu denen es Äquivalente in der Natur gebe. Damit sind diese „Äquivalenzklassen" im Zuge des Forschung – d.h. empirisch – revisionsfähig. Nun können Vorstellungsbildungen (Äquivalenzklassen) allerdings weder evolvieren noch Eigenschaften haben, noch interagieren

deren Elemente, noch haben sie eine raum-zeitliche Dimension. Gleichwohl vertreten MAHNER, BUNGE, AX und andere die Auffassung, Arten seien exakt dies, also lediglich Konzepte. Populationen hingegen seien nach ihnen Systeme und damit Dinge.

Wenn man die Frage beantworten möchte, was Arten denn nun tatsächlich sind, muss man sich die Stufen der Wahrnehmung der Realität vor Augen führen (wobei ich von der Prämisse einer wahrnehmbaren Realität ausgehe). Dabei stehen einander mehrere Zwillingswelten (oder Ebenen der Verarbeitung der Eindrücke von der realen Welt) nebeneinander. Von diesen ist die zu einem realen Ding bestehende Zwillingswelt unserer bestmöglichen Vorstellung von diesem Ding eine diesem Ding äquivalente Klasse (und damit eine Konzeption). MAYR (2000a: 23) beispielsweise übergeht die verschiedenen Stufen der Wahrnehmung und die Ergebnisse daraus weitgehend, indem er direktere Gleichsetzungen vornimmt als das hier geschieht. Er schreibt, das Wort ‚Taxon' beziehe sich auf ein konkretes biologisches Objekt; so sei der Haussperling (*Passer domesticus* (LINNAEUS 1758)) ein Art-Taxon. Art-Taxa sind Einzeldinge (particulars) bzw. Individuen oder Biopopulationen, und als Einzeldinge können sie beschrieben werden. Folgende Argumente, im Nachstehenden gleich ergänzt mit eigenen Kommentaren, sollen nach BUNGE und anderen dafür sprechen, dass Arten keine Dinge sind:

1. „Zwischen den Teilen eines Dinges existieren bindende Relationen. Das ist bei allopatrischen, an verschiedenen Orten lebenden Populationen einer Art nicht der Fall" (AX 1995: 14). – Diese Auffassung teile ich nicht. Arten nach dem Biospezies-Konzept sind genetisch voneinander isolierte Einheiten (und nichts sonst). Folglich geht es hier bei den „bindenden Relationen" bzw. bei der Form der Einwirkung um etwas, das durch reproduktive Isolation ausgeschlossen ist bzw. bei Fehlen reproduktiver Isolation besteht. Allopatrische Populationen nun können reproduktiv isoliert sein oder auch nicht. Allopatrie schließt nicht aus, dass eine solche Bindung (Zugehörigkeit zu ein und derselben, von anderen Arten reproduktiv isolierten Gemeinschaft) oder eine solche Einwirkung potentiell besteht. Allerdings ist hier wegen der räumlichen Separation keine Überprüfung möglich. Vergleichbar wäre dies mit der Situation von zwei Einzelorganismen einer Population, die aufgrund äußerer Umstände keine wechselseitige Einwirkung bzw. bindende Relation erfahren. (Es geht bei der Frage, ob eine Art vorliegt, nicht darum, ob es sich wegen räumlicher Trennung (Separation) um eine Fortpflanzungsgemeinschaft oder nicht handelt.)

2. „Die Verbindung von Populationen einer Art in der Zeit geht nicht über die Relationen hinaus, die zwischen zeitgleich existierenden Individuen [innerhalb einer Population] realisiert sind" (AX 1995: 14). – Das trifft nicht zu: Zwischen zeitverschiedenen Populationen einer Art kann ein Abstammungsverhältnis bestehen, und damit ist die Bedingung einer Einwirkung (besser: Auswirkung einer Population auf die Beschaffenheit der nachfolgenden) erfüllt, denn die Beschaffenheit der Individuen der späteren Populationen ist zwangsläufig durch die frühere Population mitbestimmt. Und eine bindende Relation ist insofern gegeben, als über die Abfolge zeitlich aufeinanderfolgender Populationen sogar eine materielle und informationsbezogene Verknüpfung in der Zeit besteht: Die Weitergabe genetischen Materiales oder zumindest der genetischen Information an die Nachkommen, bei Vermehrung durch Zellteilung eine Weitergabe eines Großteils des Zellmateriales in die neue Generation. Diese Relationen bzw. Formen einer Einwirkung sind bei zeitgleichen Populationen einer Art nicht gegeben.

Populationen als Teile von Arten

Indem AX (1995: 13) eine Biopopulation als „System raumzeitlich koexistierender Individuen mit weitreichenden Übereinstimmungen und bindenden Relationen" beschrieb, begriff er sie de facto als Teil einer Biospezies, die aus mehreren allopatrischen Populationen besteht. Der Terminus 'Art' wird von AX somit nicht auf ein Ding (System) angewandt. Zugleich vertrat AX den Standpunkt, dass diese Biopopulationen dem entsprechen sollten, was – übertragen in die Zwillingswelt der natürlichen Äquivalenzklassen (natural kinds) – als Art bezeichnet werden solle. In anderen Worten: die allopatrischen Populationen einer übergeordneten reproduktiv isolierten Einheit sind in der Zwillingswelt der „natürlichen Dingen äquivalenten Klassen" die Arten. Für die Gesamtheit dieser Populationen (die reproduktiv isolierte Einheit der Natur) würde danach keine Bezeichnung existieren.

Um die Bedeutung von Populationen im Rahmen der Biosystematik einschätzen zu können, ist zu klären, welche Dimension(en) ihnen zukommen. Populationen sind, wie ich im Folgenden begründen werde, zeitlich dimensioniert. Dazu wurden in letzter Zeit gegenteilige Ansichten publiziert: AX (1995: 14) betonte, dass Teile von materiellen Systemen (Dingen) ihrerseits Dinge sein können, im Falle einer Population z.B. Einzelorganismen, die zeitgleich miteinander leben. MAHNER (1993) folgend ergänzte AX: „Materielle Dinge können aber nicht aus Dingen bestehen, die nicht mehr oder noch nicht existieren." Damit erhebt sich die Frage: Bestehen Populationen nur aus zeitgleich existierenden Individuen, oder gehören auch zeitversetzt existierende Individuen zu einer Population? Dass etwas, das noch nicht existiert, einem System nicht angehören kann, versteht sich von selbst. Daher brauchen wir uns nur auf Dinge zu beschränken, die nicht mehr existieren: Natürlich besteht ein Stein nicht aus jenen Komponenten, die im letzten Jahr abgewittert sind. Nun gibt es zwei Möglichkeiten: Entweder der Stein als Ding hat eine Geschichte

und war im letzten Jahr etwas umfangreicher, oder Dinge haben generell keine Geschichte. Dann wäre folglich das Ding, das wir jetzt sehen, auch nicht das Ding, das wir im nächsten Augenblick wahrnehmen, und streng genommen gäbe es dann überhaupt keine Dinge. Wir gestehen aber Dingen eine Geschichte zu, und in deren Verlauf ändern sie sich. Es gibt im Zuge dieser Argumentation mehrere Gründe, auch Populationen eine zeitliche Dimension zuzusprechen:

a. Wenn eine Population als ein Ding begriffen wird – was auch MAHNER (1994: 443) und AX (1995) tun –, ergibt sich zwingend die zeitliche Dimension einer Population, denn alles Dingliche entsteht und vergeht, hat also einen definitiven Anfang seiner Existenz und ein Ende. Populationen haben also eine Geschichte.

b. Ein Ding, wenn es denn nicht ein unteilbares Partikel ist, ist ein System. Entscheidend für ein System ist ein Zusammenhang, nicht unbedingt, wie MAHNER & BUNGE betonen, räumlicher Natur, sondern in der Form, dass eine Einwirkung zumindest eines Teiles auf ein anderes besteht. Einwirkung aber impliziert Zeit. Schon daraus ergibt sich, dass eine Population eine zeitliche Dimension hat.

c. Die Population gilt vielfach als die Einheit der organismischen Evolution. Evolution impliziert ebenfalls die Einbeziehung des Faktors Zeit: Eine Population kann nicht evolvieren, wenn sie keine zeitliche Dimension hat.

d. Zu einer Population gehören Individuen zumindest mehrerer Generationen. Nun könnte man eine Population als etwas definieren, das absolut an gleichzeitig existierende Individuen gebunden ist (cf. AX 1995). Die Konsequenz wäre, dass mit dem Auftreten oder mit dem Tod eines jeden Individuums eine neue Population entsteht. Dies würde in der Praxis bedeuten, dass man nicht einmal über kurze Zeiträume hinweg von ein und derselben Population sprechen kann. Als Alternative könnte man den Tod als ein Geschehen ansehen, das *innerhalb* einer Population ebenso selbstverständlich ist wie die Zeugung neuer Individuen. Die Existenz und Dauer einer Population ist nach dieser Auffassung nicht in der oben genannten Form an die Lebensdauer von Einzelorganismen gebunden.

Nach AX könne ein verstorbenes Individuum „nicht Teil einer heutigen ... Population sein, nicht zu einem derzeit existierenden materiellen System gehören". Natürlich stimmt das. Wenn nun aber eine Population (wie ein jedes Ding) eine zeitliche Dimension hat, dann kann selbstverständlich ein Verstorbener Teil dieses Systems sein, allerdings nicht dieses Systems in seinem heutigen Zustand, sondern Teil des Systems während einer früheren Phase seines Bestehens. Man kann also sagen (und das trifft meines Erachtens den Sachverhalt): der Verstorbene war Mitglied der Population. Um die Situation mit einem Analogie-Beispiel zu verdeutlichen: Wenn ein multizellulärer Einzelorganismus als ein System aus Zellen einige Zellen verliert, dann sind diese Zellen anschließend selbstverständlich nicht mehr Teil dieses Organismus, aber der Organismus ist weiterhin existent, und die Zellen waren Teile dieses Organismus. Ein System wie z. B. ein Einzelorganismus oder eine Population kann somit die Existenzspanne einzelner seiner Teile überdauern.

Damit erhebt sich die Frage nach der Begrenzung der Populationen in der Zeit. Wenn man „Population" definiert als eine Gemeinschaft nur der zeitgleich existierenden Einzelorganismen (cf. AX 1995), dann folgt, dass immer dann, wenn ein Individuum einer Population stirbt, eine neue Population entsteht. Dies ist daraus verständlich, dass AX eine Biopopulation einer Fortpflanzungsgemeinschaft gleichsetzt. Aber eine Fortpflanzungsgemeinschaft ist etwas anderes als eine Population, nämlich die Gemeinschaft jener Individuen, die im Fortpflanzungsgeschehen beteiligt sind, und das können in der Tat nur gleichzeitig lebende Individuen sein. Eine Population ist etwas Umfassenderes: Eine Population ist eine Gemeinschaft von reproduktiv nicht voneinander isolierten Individuen mit einem ihr eigenen Lebensraum. Dies besagt, dass eine Population jene Individuen umfasst, die eine Fortpflanzungsgemeinschaft bilden, darüber hinaus jene, die aus Gründen ihres Individualalters am Fortpflanzungsgeschehen keinen Anteil haben. „Gemeinschaft" heißt, dass es sich um eine zusammenhängende Gruppe potentiell interagierender Individuen handelt. Die Definition besagt nicht, dass nur jene Individuen gemeint sind, die gleichzeitig leben.

Da mit diesen Setzungen wegen der sich überlappenden Existenzspannen der Individuen in ihren verschiedenen Stadien keine objektive zeitliche Grenze für eine Population bestehen würde, müssen dafür andere Kriterien gefunden werden. Der Passus „in einem ihr eigenen Lebensraum" in der vorgenannten Definition nun weist darauf hin, dass das Werden einer Population von räumlicher Sonderung abhängt: Die Existenz einer Population beginnt, wenn Interaktionen zwischen Individuen, die nicht reproduktiv voneinander isoliert sind, per räumlicher Trennung (Separation) von anderen Individuen unterbunden werden. Die Wiederaufnahme solcher Interaktionen führen zum Verschmelzen von mehreren Populationen zu einer neuen.

Fassen wir zusammen: Arten im Sinne von Systemen sind intern strukturiert. Sie können aus einzelnen Populationen bestehen, die bisweilen als Subspezies eigene Namen bekommen; manchmal bestehen sie auch nur aus einer Population. In einem evolutionsbiologischen Kontext macht das Subspezies-Konzept überhaupt nur im Rahmen des Biologischen Artkonzeptes Sinn, denn nur dann gibt es ein Kriterium, nach dem sich zwischen Arten und Unterarten unterscheiden lässt – Existenz oder

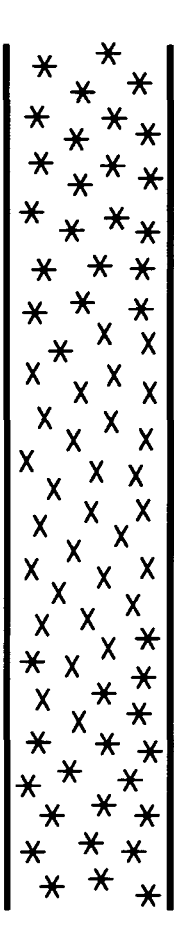


Abb. 1: „Phyletische Speziation" durch Merkmalswandel (und ohne Aufspaltung) sowie Rückkehr zum alten Merkmalszustand. Die „Arten" A und C wären strukturell identisch.

Fehlen genetischer Isolation. Damit besteht bezüglich der hier diskutierten Einheiten eine Hierarchie von Systemen wie folgt: Spezies – Population – Fortpflanzungsgemeinschaft – Einzelorganismus.

Zweckorientierte Artkonzepte im Rahmen der Phylogenetik

Das Festhalten an einem merkmalsbezogenen Artkonzept ist aber nicht nur historisch bedingt. Vielmehr werden bis heute zweckbezogen Artkonzepte mit Blick auf verschiedene Aspekte der Praxis entworfen, beispielsweise im Rahmen kladistischer Analysen. Nach WHEELER & PLATNICK (2000a: 58, „Phylogenetisches Artkonzept") ist eine Art „das kleinste Aggregat von (sexuellen) Populationen oder (asexuellen) Evolutionslinien, die durch eine einzigartige Kombination von Merkmalsausprägungen diagnostizierbar ist". „Phylogenetische Arten basieren auf Merkmalen, was sie zugleich theoretisch solide macht als auch leicht anwendbar in der Praxis." Phylogenetische Arten in diesem Sinne seien die Elemente für die kladistische Analyse.

Nun könnte eine Art A durch Wandel ihrer Kombination von Merkmalen zur phylogenetischen Art B werden (Abb. 1, das ist nach dem Phylogenetischen Artkonzept zulässig). Anschließend kann es zu einer Merkmalsumkehr kommen, so dass der Abschnitt C dem Abschnitt A gleicht. Dafür gäbe es dann zwei Ansätze: Man könnte A und C für artidentisch ansehen, denn schließlich ist die Forderung erfüllt, dass beide dieselbe einzigartige Kombination von Merkmalen haben. Damit aber kreiert man Arten, die alles andere als phylogenetische Einheiten sind; sie können damit auch nicht die Elemente der Phylogenetischen Systematik sein. Man könnte alternativ argumentieren, dass das sekundäre Fehlen des neuen Merkmals von B bei der Art C nicht dasselbe ist wie das primäre Fehlen bei A, und dass A und C verschieden sind. Nach dem Phylogenetischen Artkonzept ist das aber nicht zulässig. Dieselbe Problematik ergibt sich natürlich bei Konvergenzen: Konvergent entstandene Übereinstimmungen sind natürlich Übereinstimmungen, aber sie sind als unabhängig Entstandenes historisch – bzw. evolutiv – nicht ein und dasselbe, auch wenn sie auf exakt denselben Änderungen in den Basensequenzen der DNA beruhen (WILLMANN & MEIER 2000: 102-103). Damit gerät man mit diesem Artkonzept in genau jene Schwierigkeiten, in die man mit jedem merkmalsbezogenen Artkonzept gerät.

ROSEN (1978, 1979) und MISHLER & DONOGHUE (1982) schlugen vor, Arten durch Autapomorphien zu charakterisieren (siehe unten). MISHLER & THERIOT (2000: 46-47) ergänzten: „A species is the least inclusive taxon recognized in a formal phylogenetic classification [...]. Taxa are ranked as species rather than at some higher level because they are the smallest monophyletic groups deemed worthy of formal recognition...." Indem aber zunächst etwas als „worthy of formal recognition" angesehen werden soll, ist ein hohes Maß an Subjektivität gegeben, denn verschiedene Autoren werden verschiedene Kriterien und unterschiedliche Maßstäbe dafür haben, um eine Evolutionslinie des Artstatus würdig zu erachten. Und was „the least inclusive taxon recognized in a formal phylogenetic classification" ist, hängt von der Auflösung der phylogenetischen Analyse ab, und das wiederum ist eine Funktion der Intensität der Merkmalsanalyse und eine Funktion der Merkmalswahl. Damit ist die Umgrenzung der Arten nach dem Autapomorphie-Artkonzept willkürlich.

Beide Artkonzepte sind merkmalsbezogen und Klassen, die Merkmale sind frei wählbar. Reproduktive Lücken als natürliche Gegebenheiten werden ignoriert. Insofern liegt diesen Artkonzepten nicht die Intention zu Grunde, Spezies im Sinne natürlicher Einheiten bzw. von Dingen oder Systemen zu erfassen.

Biospezies und Phylogenetische Systematik: Die vielen Formen paraphyletischer Arten

Nur wenige Artkonzepte versuchen, Arten im Sinne dinglicher natürlicher Systeme zu charakterisieren. Im Vorstehenden wurde dargelegt, dass das Biologische Artkonzept in seiner konsequenten Form diesem Anspruch versucht Genüge zu tun. Dieses Konzept ist Ausgangspunkt für die nachfolgende Erörterung. Eine Art ist danach eine reproduktiv oder genetisch absolut isolierte Einheit, die in der Zeit durch zwei Speziationsprozesse begrenzt ist (HENNIG 1966, WILLMANN 1985; in MEIER & WHEELER (2000) als Hennig'sches Artkonzept dem Biologischen Artkonzept sensu MAYR gegenübergestellt, das nicht auch auf die Artgrenzen in der Zeit abhebt): jenem, durch den eine Art entsteht und jenem, durch den sie sich in Tochterarten auflöst – es sei denn, eine Art stirbt nachkommenlos aus. Die Beziehungen zwischen Biospezies sind somit relativ einfach: Speziation besteht im Auftreten von genetischer Isolation zwischen Populationen, und das ist eine Artaufspaltung. Fusionen kann es nicht mehr geben. Phylogenetische Beziehungen zwischen Arten lassen sich somit als Verzweigungsdiagramm darstellen. (Auf besondere Formen der Verschmelzung wie zum Beispiel zwischen Pilzen und Algen zu Flechten,

Eubacteria und frühen Eukaryota zu den mitochondrientragenden Eukaryota oder die Endosymbiose von Cyanobakterien bei den Rhodophyta sei hier nicht eingegangen.)

Es sei noch erwähnt, dass am Biologischen Artkonzept (oder ihm verwandten Artkonzepten) bisweilen kritisiert wird, dass die Tatsache, es handle sich dabei um Fortpflanzungsgemeinschaften, auf Plesiomorphie beruhe (z. B. MISHLER & THERIOT 2000a: 45). Dazu wäre zu sagen, dass das Artkriterium im Biospezies-Konzept nicht die Fortpflanzungsgemeinschaft (tatsächlich oder potentiell) ist, sondern das Bestehen reproduktiver Isolation.

In der Praxis kann die Erfassung der real existierenden Arten zu einer Vielzahl von Fehlern führen. In besonderem Maße subtil ist die Konstruktion paraphyletischer Arten.

HENNIG (1962: 35) hatte den Terminus ‚paraphyletische Gruppe' eingeführt, um damit „die auf Symplesiomorphie begründeten Gruppenbildungen" zu bezeichnen. Indem er „Gruppenbildungen" schrieb und nicht „Gruppen", betonte er, dass es sich dabei um vom forschenden Subjekt kreierte, also artifizielle Gruppierungen handelt. Anders ausgedrückt: HENNIG ging davon aus, dass es durch die Natur vorgegebene, reale Gruppen gibt, dass wir diese erkennen und ihre stammesgeschichtlichen Beziehungen ermitteln können, dass aber durchaus die Möglichkeit besteht, diese Gruppen in nicht-natürlicher Weise zu gruppieren. Die Frage nach der Paraphylie von Arten macht übrigens nur Sinn im Zusammenhang mit Artkonzepten, mit denen versucht wird, Arten im Sinne naturgegebener evolvierender Systeme zu erfassen und bei denen ausdrücklich eine phylogenetische Komponente enthalten ist.

Für eine Diskussion der Paraphylie von Arten ist es notwendig, die unterschiedlichen evolutiven Schicksale zu betrachten, die Arten und Populationen durchlaufen können. Auf diese Weise lässt sich verdeutlichen, was es für Konsequenzen hat, wenn man 1. innerhalb von Arten paraphyletische Gruppierungen zulässt oder aber 2. wenn man paraphyletische Arten akzeptiert.

Nun könnte man der Auffassung sein, die Forderung nach einer phylogenetischen Systematisierung gelte nur für Taxa oberhalb des Organisierungsniveaus der reproduktiv isolierten Einheiten, also oberhalb der Art. Tatsächlich aber ist es nur durch Erschlüsselung der phylogenetischen Beziehungen zwischen den Populationen einer Art möglich, auch die evolutive Geschichte einer Art bzw. ihre biogeographische Historie im Detail zu ergründen. HENNIG selbst hatte aus diesem Grunde (1950: 136-137, siehe auch HENNIG 1966) artinterne Verandtschaftsbeziehungen bei einer Diptere (*Mimegralla albimana*) zu ermitteln versucht. HENNIGs Hinweis auf „Gruppenbildungen" wird daher nicht auf Gruppen von Arten beschränkt, vielmehr werden Gruppen von Populationen und sogar Gruppen von Einzelorganismen einbezogen. Außerdem können artinterne Struktur und phylogenetische Beziehungen von Artengruppen nicht entkoppelt betrachtet werden, denn ohne phylogenetische Systematisierung innerhalb von Arten lassen sich auch die Taxa oberhalb des Artniveaus – also Artengruppen – nicht als monophyletisch darstellen.

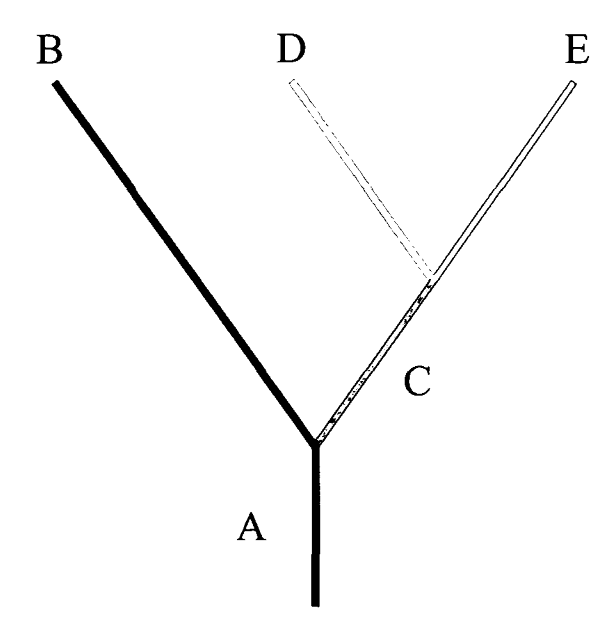


Abb. 2: Stammarten (A, C) und ihre Tochterarten (B, C für Stammart A bzw. D, E für Stammart C)

Es gibt nun eine Reihe von Möglichkeiten, paraphyletische Arten zu konstruieren.

Stammarten

Der einfachste Fall einer paraphyletischen Art besteht in einer Stammart, d.h. einer Art, die sich in Tochterarten aufgelöst hat (Abb. 2). Bei einer Stammart sind zwei Forderungen der Phylogenetischen Systematik nicht erfüllt: 1. sind Stammarten ursprünglicher als ihre Nachkommen, das heißt, hier ist ein Taxon aufgrund von Plesiomorphien gekennzeichnet (Ausnahmen werden gleich genannt). 2. Eine Stammart besteht natürlich nicht wie ein Monophylum aus einer Stammart und allen ihren Nachkommen, sondern eben nur aus der Stammart. Dennoch ist sie ist keine artifizielle Gruppenbildung, sondern eine reale Einheit der Natur, begrenzt durch zwei Speziationsereignisse.

Der vermeintliche Fehler – paraphyletische Taxa sind ja unzulässig – besteht nur scheinbar. Hier werden der sich auf eine Merkmalsanalyse beziehende Vorgang, die natürliche Gliederung der Organismen zu ermitteln, und die Ebene der naturgegebenen Situation in unzulässiger Weise vermengt. Für die Praxis der Ermittlung der Verwandtschaftsbeziehungen gibt es im Rahmen der Phylogenetischen Systematik Verbote: So darf die Suche nach der Schwestergruppe nie mit Hilfe von Symplesio-

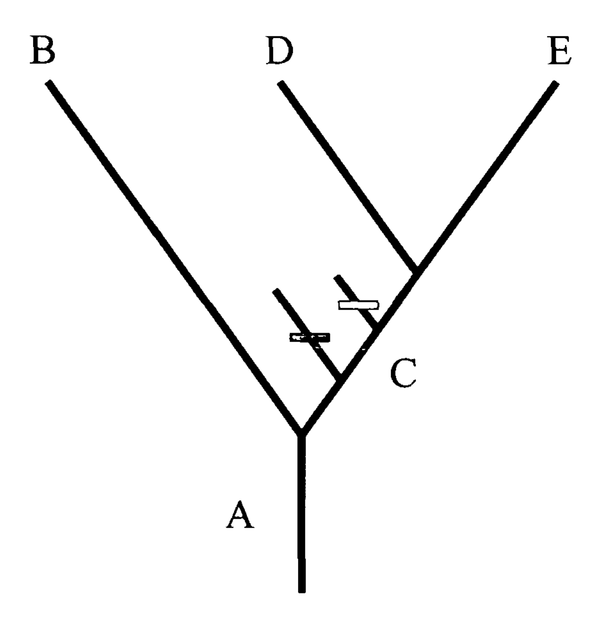


Abb. 3: Eine Stammart (C) mit nachkommenlos erloschenen Teilpopulationen, die sich jeweils durch Autapomorphien auszeichnen.

morphien erfolgen. Bei der Suche nach einer Stammart hingegen – nicht das vorrangige Ziel der Phylogenetischen Systematik – wäre zu beachten, dass sie Autapomorphien ihrer Tochtertaxa nicht aufweisen kann (relative Plesiomorphie der Stammart), wohl aber deren Synapomorphien (= Autapomorphien des Gesamttaxons aus Stammart und ihren Tochtertaxa). Entscheidend bei dieser Argumentationsweise aber ist, dass Merkmale grundsätzlich nur dazu dienen, die Einheiten in der Natur zu erkennen, dass sie aber nicht deren Kriterien sind. Eine paraphyletische Gruppierung ist nicht unzulässig, weil sie aufgrund von Symplesiomorphien zusammengestellt wurde, sondern weil in ihr Gruppen vereinigt wurden, die nicht miteinander nächst verwandt sind.

Teilgruppen einer Stammart. Im allgemeinen heißt es, die Stammarten müssten in Bezug auf ihre Tochtertaxa in jeder Hinsicht plesiomorph sein (AX 1984: 234-235; ENGELMANN & WILEY 1977: 5 für Taxa allgemein). Aber eine Stammart braucht keineswegs nur aus einem „Stamm" zu bestehen, sondern kann in mehrere Populationen differenziert gewesen sein, von denen nicht alle Nachkommen hatten. Diese Populationen (oder in der Taxonomie Subspezies) müssen sich durch Autapomorphien ausgezeichnet haben (Abb. 3). Daraus folgt: Eine Stammart ist nicht notwendigerweise durchweg ursprünglicher als ihre Tochtertaxa.

In einem solchen Fall ist es berechtigt zu fragen, ob jener Evolutionszweig, der zu den Tochtertaxa führt (d.h. die Stammlinie im engeren Sinne, von der die autapomorph differenzierten Populationen abzweigen) als ein Taxon aufgefasst werden darf. Tatsächlich handelt es sich ja um die Zusammenfassung aufgrund von Symplesiomorphien. Damit wird diese Stammlinie eine paraphyletische Gruppierung und ist vom Standpunkt der phylogenetischen Systematik zu verwerfen. Sie umfasst nicht Organismen, die miteinander nächstverwandt sind.

Fortlebende Stammarten

Eine fortlebende Stammart ist der einfachste Fall einer echten paraphyletischen Art im Sinne einer artifiziellen Gruppierung. In diesem Fall wird eine Stammart über ein Speziationsereignis hinaus mit einer ihr sehr ähnlichen Tochterart zusammengefasst (Abb. 4). Dies bedeutet die willkürliche Zusammenfassung von Arten phylogenetisch unterschiedlicher Wertigkeit und Stellung. Damit ist ein Rückfall in das typologische Artkonzept vollzogen, indem vereint wird, was sich in seinen Merkmalen ähnelt und indem man das Auftreten reproduktiver Isolation ignoriert. Das hat beachtliche Konsequenzen (vgl. Abb. 4):

1. Ein Teil der Art (Abschnitt C) ist Vorfahr von D + E, ein anderer Teil (E) aber das Schwestertaxon zu D.

2. Betrachtet man auch die aus D und E hervorgehende Artengruppen D' und E' (Abb. 5), ergibt sich folgendes: D – D' und E – E' sind faktisch Schwestergruppen. Aber eine dieser Schwestergruppen hat eine länger persistierende Stammart (C + E) als die andere (nur D).

3. Die verwandtschaftlichen Beziehungen lassen sich in einem niedergeschriebenen System gar nicht mehr ausdrücken.

Fortlebende Stammarten kann man theoretisch über beliebig viele Speziationsereignisse hinaus konstruieren. Man kann aber auch fortlebende Stammarten unter lediglich partieller Einbeziehung einer Tochterart begrenzen, wenn eine Tochterart zu Beginn ihrer Geschichte gegenüber der Stammart kaum einer Merkmalsänderung unterworfen war. Erst dann, wenn sie erheblich von den

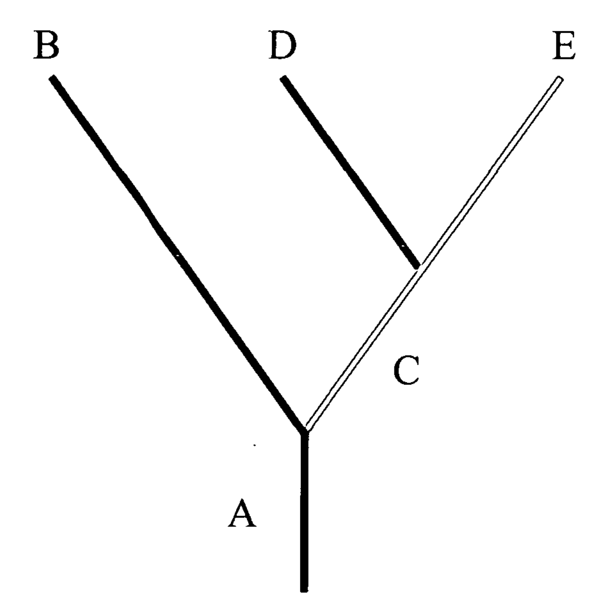


Abb. 4: Fortlebende Stammart (C + E) als paraphyletische Gruppierung aufgrund von gegenüber D plesiomorphen Übereinstimmungen.

älteren Populationen abwich, wird eine separate Art abgegrenzt. Eine solche Abgrenzung ist insofern besonders willkürlich, als nur subjektiv entschieden werden kann, an welcher Stelle in einer Evolutionslinie die Artgrenze gesetzt werden soll (vgl. die Diskussion von Chronospezies). Daraus resultieren unterschiedlichste Möglichkeiten zur Fassung paraphyletischer Arten (Abb. 6).

Teile von Stammarten und ihre phylogenetische Position

Die Frage ist, wie Stammarten bei der Rekonstruktion der Phylogenese zu behandeln sind. Eine Art ist in der Regel keine einfache evolutive Linie, sondern meistens besteht sie aus mehreren evolvierenden Populationen, ist also polytypisch. Jene Populationen nun, die in geographischer Separation nicht an der evolutiven Linie hin zu den Tochtertaxa beteiligt sind, werden unter Umständen Autapomorphien aufweisen, was heißt, dass Stammarten sehr wohl Träger von Autapomorphien sein können. Der Nachweis von Autapomorphien belegt allgemein, dass eine Vorfahrenschaft zu einem bestimmten Schwestergruppenpaar ausgeschlossen ist. Das gilt für Subspezies und Arten somit gleichermaßen.

Liegen derart differenzierte Subspezies fossil vor und werden in phylogenetische Analysen einbezogen, dann werden nicht Arten, sondern Unterarten die kleinsten Einheiten des Phylogenetischen Systems. Wird die phylogenetische Analyse bei polytypischen Stammarten nicht bis auf das Niveau innerartlicher Teilgruppen zurückgeführt, dann muss man sich zumindest vergegenwärtigen, dass Autapomorphien nicht zwangsläufig dagegen sprechen, dass es sich bei der vorliegenden Art als Gesamtheit um eine Stammart handelt. Dass aufgrund der individuellen Variabilität nicht erwartet werden kann, dass einzelne Individuen dem hypothetischen Morphotyp eines Vorfahren entsprechen, hat BRETSKY (1979: 143-145) betont.

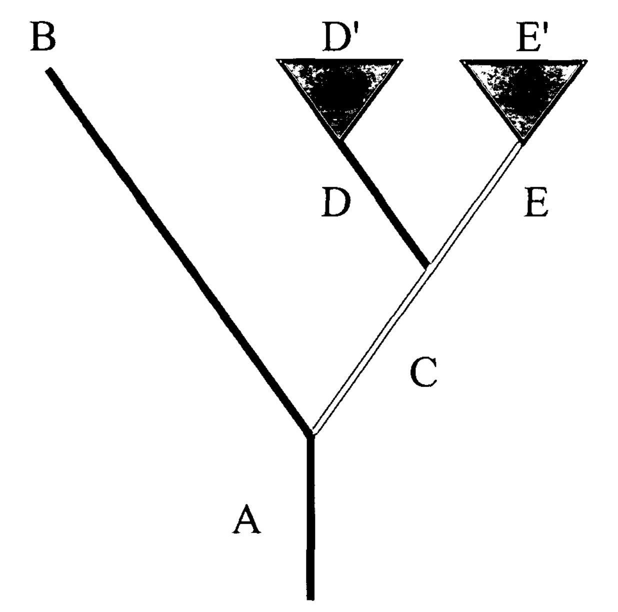


Abb. 5: Fortlebende Stammarten (C + E) und die Konsequenzen. Die Artengruppe D' hat D als Stammart, Artengruppe E' aber die viel länger existierende fortlebende Stammart C + E. Faktisch aber sind D + D' und E + E' Schwestergruppen.

Ein Merkmal, das eine Stammart allein und nicht auch deren Tochtertaxa auszeichnet, kann auch auftreten, wenn es noch innerhalb dieser Stammart wieder verlorenging, und zwar in der direkt zu den Tochtertaxa hinführenden evolutiven Linie (Abb. 7). Wenn nicht nahezu lückenlose Formenreihen das Auftreten und Verschwinden solcher Merkmale zu erkennen geben, würde man die Individuen mit derartigen Merkmalen wahrscheinlich als Repräsentanten blind endender Seitenzweige fehlinterpretieren. Formenreihen, die einen derartigen Evolutionsverlauf für einzelne Merkmale zeigen, sind durchaus bekannt. Aber dabei handelt es sich nur scheinbar um ein abgeleitetes Merkmal – denn es ist ja in Relation zu den Nachkommen

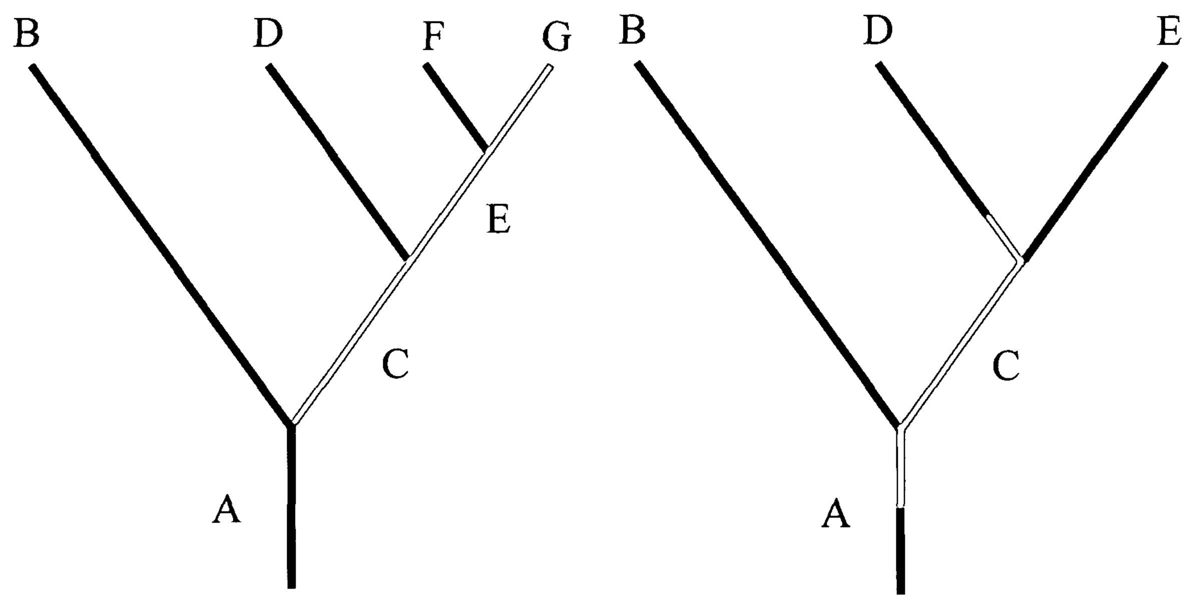


Abb. 6: Verschiedene Möglichkeiten der Abgrenzung fortlebender Stammarten

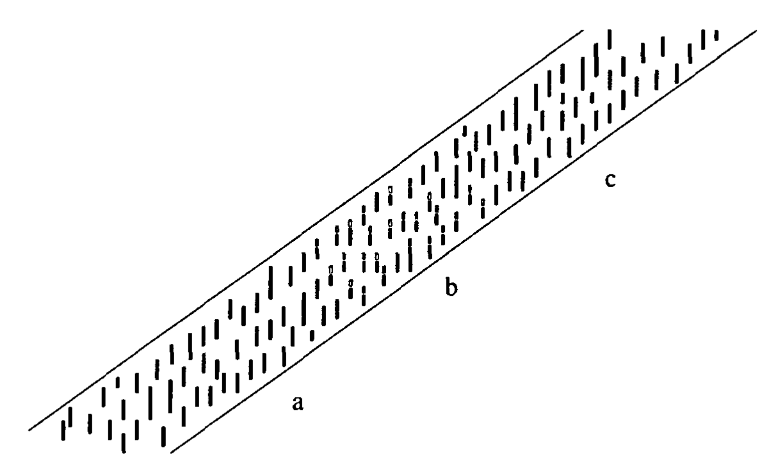


Abb. 7: Innerhalb einer Art auftretendes und wieder reduziertes Merkmal. Würde es sich um eine Stammart handeln, würde das den Abschnitt b charakterisierende Merkmal und zunächst als Apomorphie aufgetretenes Merkmal als Plesiomorphie bei den Tochtertaxa nicht mehr vorhanden sein.

wieder ursprünglich. Wir haben hier also einen Typ von Merkmalscharakter vor uns, der einen Teil einer Stammlinie und nur diesen auszeichnet und vielleicht als Autplesiomorphie bezeichnet werden könnte. Eine Autplesiomorphie ist ein nur einer Stammart oder innerhalb einer terminalen Art einem präterminalen Abschnitt einer Entwicklungslinie eigenes Merkmal; es ist als Autapomorphie dieser Art entstanden, aber vor ihrem Erlöschen oder vor Aufspaltung dieser Art in Tochtertaxa wieder reduziert worden. Gegensatz: Symplesiomorphie, ein mehreren Taxa eigenes ursprüngliches Merkmal.

Grundsätzlich bedeutet die Tatsache, dass Arten evolvieren, dass in der Fossildokumentation die Individuen einer Stammart je nach Alter sehr verschieden aussehen können: teils ähneln sie noch weitgehend älteren Arten, und nur zum Teil brauchen sie schon synapomorphe Übereinstimmungen mit ihren Tochtertaxa zu teilen, und zwar je nach Alter unterschiedlich viele (s.a. Wiley 1981: 105-106).

Artinterne Evolutionswege

Durch interne Aufspaltungen und Fusionen können Arten im Laufe ihrer Existenz ein komplexe Struktur gewinnen, denn die Populationen einer Art sind nicht reproduktiv oder genetisch voneinander isoliert. Und umgekehrt: Die interne Gliederung von Arten in Populationen impliziert artinterne Aufspaltungen per Separation (nicht Isolation), aber auch Fusionen (und selbstverständlich das Erlöschen einzelner Populationen).

Innerhalb von Arten gibt es als Vorfahren ihrer Teile natürlich keine Stammarten; um die Erörterung von artinternen monophyletischen Gruppen bzw. paraphyletischen Gruppierungen führen zu können, wird im Folgenden neutral der Begriff ‚Stammform' benutzt.

Stellen wir uns eine Art vor, die in mehrere Subspezies differenziert ist (Abb. 8a). Davon sei eine Gruppe von Subspezies durch relativ ursprüngliche Merkmale charakterisiert (Subspezies-Gruppe a), eine weitere sei vergleichsweise abgeleitet. Nun trete aufgrund der weiteren Eigenentwicklung dieser Subspezies genetische Isolation zu den verbliebenen Unterarten auf (Abb. 8b). Damit läge ein Speziationsereignis vor; in dem Augenblick, in dem genetische Isolation abgeschlossen ist, wären aus der Stammart zwei Tochterarten hervorgegangen: Spezies C, hervorgegangen aus der alten Unterart b, und Spezies B (Abb. 8c). Spezies B umfasst all jene relativ ursprünglich gebliebenen Evolutionslinien, zwischen denen nach wie vor keine genetische Isolation existiert. Spezies B ist eine Art im Sinne des Biologischen Artkonzeptes: intern besteht keine vollständige reproduktive Isolation, aber sie ist von allen anderen Einheiten genetisch isoliert. Aber Spezies B ist paraphyletisch im Sinne einer Gruppierung aufgrund von ursprünglichen Merkmalen.

Nun ist es aber nicht zulässig, nach dem Biospezies-

Subspezies-Gruppe a

Subspezies b

†

Spezies A

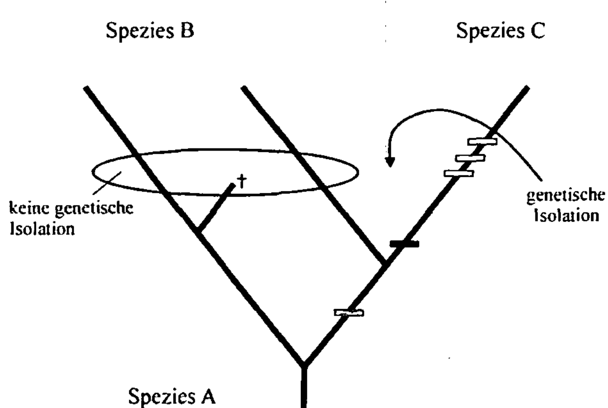
Abb. 8: Artdifferenzierung und die Entstehung einer paraphyletischen Spezies (B) durch Auftreten reproduktiver Isolation.

keine genetische Isolation

†

genetische Isolation

Spezies A



Konzept mit Merkmalen zu argumentieren. Das heißt: Hier liegen völlig verschiedene Aspekte vor, die, obwohl theoretisch vollkommen solide, nicht miteinander in Einklang zu bringen sind: Zum einen die Arten als genetisch isolierte Einheiten, zum anderen die per Abstammung gegebenen Gruppenbeziehungen, erkennbar durch Apomorphien.

Gehen wir einen Schritt weiter: Ein Monophylum, heißt es meistens, besteht aus einer Stammart und allen ihren Nachkommen. Per definitionem ist somit jenes Taxon-Paar monophyletisch, das auf ein und dieselbe Art – hier im Sinne einer Biospezies (Spezies B in Abb. 9) – zurückgeht. Realiter aber steht eines der beiden Taxa in einem Schwestergruppenverhältnis zu einer dritten Gruppe, wie durch eine Synapomorphie nachweisbar.

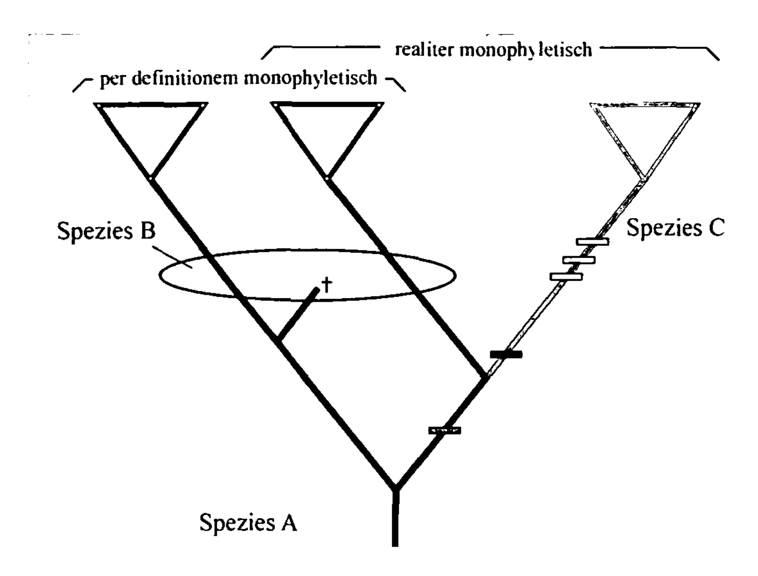


Abb. 9: Biospezies-Konzept und das Konzept monophyletischer Taxa im Sinne aller Nachkommen einer Stammart im Widerspruch: Von den aus Art B hervorgegangenen Taxa ist realiter eines mit Spezies C nächst verwandt.

Chronospezies als Abschnitte unverzweigter evolutiver Linien

In manchen fossil überlieferten evolutiven Linien gehen die zeitlich aufeinander folgenden Formen graduell auseinander hervor, d.h., ohne Grenzen zwischen den verschiedenen Formen. Dennoch hatte man sich in der Paläontologie für die Benennung der Formen entschieden und grenzte sie als zeitlich aufeinander folgende nominelle Arten, sogenannte Chronospezies, gegeneinander ab. Dem Gang der Evolution folgend, zog man eine Artgrenze, sobald durch evolutive Neuerungen eine beachtliche Divergenz zu den anzestralen Populationen erfolgt ist. Diese anzestralen Populationen wurden bzw. werden somit wegen ihrer relativen Ursprünglichkeit – also aufgrund von Symplesiomorphien – zusammengefasst, womit per definitionem ein paraphyletisches Taxon entsteht.

Die Lage der Artgrenzen ist darüber hinaus rein willkürlich. Wie gesagt, werden sie gezogen, sobald in einer evolutiven Linie ein zur Ausgangspopulation deutlicher Merkmalsunterschied besteht. Aber welche Population als Ausgangspunkt bezeichnet wird, unterliegt der Willkür, und auch der für die Errichtung einer neuen Art festgesetzte Grad der morphologischen Divergenz wird subjektiv bestimmt. Als nicht objektiv begrenzten Taxa kommt den Chonospezies keine Berechtigung zu (WILEY 1981: 34, 39). Das selbe gilt für Chronosubspezies, die man in Milderung dieses Verfahrens bisweilen als taxonomisches Werkzeug genutzt hat (WILLMANN 1987: 12).

Grundsätzlich ist bei Chronospezies zu erkennen, dass es sich um paraphyletische Gruppierungen handelt: Geologisch ältere Individuen (Träger von Merkmal a in Abb. 10 [= Chronospezies a]) sind im Verhältnis zu ihren Nachkommen (Träger von Merkmal b [bzw. b und c] ursprünglich, die – im Verhältnis zu Chronospezies a abgeleiteten – Individuen von b (= Chronospezies b) sind in Relation zu c ursprünglich. Anders ausgedrückt: a ist in Bezug auf b paraphyletisch, b in Bezug auf c. (Nun sind aber plesiomorph-apomorph relative Begriffe, so dass man auch umgekehrt argumentieren könnte und sagen, b ist in Bezug zu a abgeleitet und c in Bezug zu b. Man hat es hier also mit zwei Seiten einer Medaille zu tun.)

Die Konsequenzen der Akzeptanz von Chronospezies unter dem Blickwinkel der Phylogenetischen Systematik wären drastisch: Ein Schwestergruppenpaar hat unter Umständen nicht eine nur ihm eigene Stammart, sondern gleich mehrere (Abb. 10, die Taxa D und E haben drei nur ihnen gemeinsame chronologische Stamm"arten", nämlich a, b und c). Interessanterweise ist aber immer noch erfüllt, dass ein Monophylum aus einer Stammart und allen ihren Nachkommen besteht. Aber: Bei den hierarchisch-enkaptischen Monophyla handelt

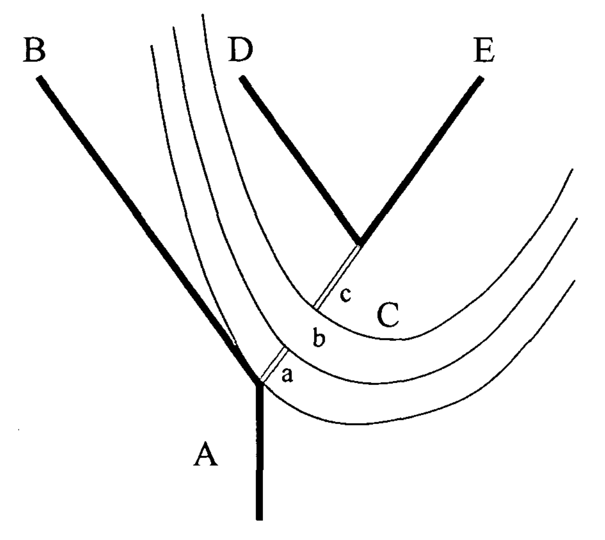


Abb. 10: Unterscheidung von drei Chronospezies (a, b, c) und unterschiedliche Fassung eines D und E sowie nur ihnen eigene Stamm"arten" einschließenden Monophylums. Nach dem konsequenten Biospezies-Konzept sind a-c unterschiedliche Evolutionsstufen einer einzigen Art (C).

es sich nicht um immer stärker subordinierte Schwestergruppenpaare. Und zweitens führt das Bild dieser sogenannten Monophyla in die Irre, denn die basalen Grenzen sind ja rein willkürlich festgelegt. Es handelt sich nicht um reale Einheiten der Natur.

Andere Artkonzepte mit Bezug zur Phylogenese bzw. Phylogenetik

Neben dem Biospezies-Konzept wurden weitere Artkonzepte entwickelt, für die eine besondere Relevanz im Zusammenhang mit phylogenetischen Untersuchungen in Anspruch genommen wird. Meines Erachtens weisen diese Konzpte aber erhebliche Schwächen auf, von denen ich im Folgenden einige andeuten möchte.

Das evolutionäre Artkonzept sensu WILEY

WILEY (1979) teilte die Auffassung von HENNIG, dass es in der Natur Taxa gibt, die wir entdecken und beschreiben können. WILEY nannte sie „natürliche Taxa". Um Arten als historische, reale Taxa zu charakterisieren, entwickelte er in Abwandlung des evolutionären Artkonzeptes von SIMPSON sein evolutionäres Artkonzept und definierte in Anlehnung an eine frühere Puplikation (WILEY 1978) die evolutionäre Art wie folgt: „An evolutionary species is an entity composed of organisms which maintains its identity from other such entities through time and over space, and which has its own independent fate and historical tendencies" (WILEY & MAYDEN 2000a).

Aus den ergänzenden Erläuterungen von WILEY geht hervor, dass er solche Einheiten als Arten versteht, die nur durch Aufspaltungsereignisse ihr Anfang und ihr Ende finden, dass aber dennoch das Überleben einer Stammart möglich ist. Das sei möglich, wenn eine Tochterlinie mit der Stammart übereinstimmt – aber das ist, wie oben erläutert, ein Rückfall in ein merkmalsbezogenes Artkonzept. Des weiteren erlaubt WILEY ein gewisses Maß an Genaustausch zwischen Evolutionären Arten (übrigens gilt das auch für Arten nach dem Phylogenetischen Spezieskonzept sensu WHEELER & PLATNICK, siehe WHEELER & PLATNICK 2000b: 193), und das macht die Art in der Praxis wieder willkürlich: Verschiedene Autoren werden bei einem unterschiedlichen Maß an Genfluß von nur einer oder schon von zwei Arten sprechen wollen. Damit schließt das Artkonzept von WILEY es aus, dass mit ihm reale Einheiten der Natur beschrieben werden: es ist vielmehr weitgehend subjektiv (ausführlich WILLMANN 1989; siehe auch MAYR 2000b: 96-98).

Das Phylogenetische Artkonzept von NIXON, WHEELER und PLATNICK

An dieser Stelle sei die Besprechung des oben bereits gestreiften Artkonzeptes von WHEELER und PLATNICK (2000a) und anderen wieder aufgegriffen. Im Fall einer Art A, die durch Wandel ihrer Merkmale zur phylogenetischen Art B wird, würde durch den Bezug auf Merkmale immer zwischen apomorph und plesiomorph unterschieden. Würde man akzeptieren, dass eine neue Art durch Auftreten eines neues Merkmales entsteht, endete umgekehrt eine durch relativ ursprüngliche Eigenschaften charakteristische Art. Diese aber wäre ein paraphyletisches Taxon. Zugleich wäre Speziation („Artbildung") gleichzusetzen mit Merkmalswandel, nicht aber notwendigerweise mit Aufspaltung („phyletische Speziation"). Eine derartige phyletische Speziation hat aber nichts mit der Entstehung neuer natürlicher Taxa zu tun (siehe auch HULL 1979, ELDEDGE & CRACRAFT 1980, CRACRAFT 1987, MEIER & WILLMANN 2000).

Merkmale – „characters" – sind nach diesem Konzept nicht zu verwechseln mit Zügen – „traits" –, die nicht bei allen Individuen einer Population vorkommen. Nach NIXON & WHEELER (1990) etc. sind Arten „the smallest aggregations of populations diagnosable by a unique combination of character states". Aber was sind „smallest aggregations of populations"? Wenn zwei lokale Populationen einer Biospezies in einer einzigartigen Merkmalskombination übereinstimmen, dann wären sie als eine Art zu betrachten. Aber: Wenn man als Aggregation von Populationen eine umfassendere Individuengruppe ansieht und dann feststellt, dass viele Individuen dieses Merkmal nicht haben, dann wird es zu einem „trait" herabgestuft. Das heißt: Ob eine Eigenschaft ein bei allen Individuen vorkommendes Merkmal ist oder ein Zug, ist abhängig von dem Rahmen, den man als „smallest aggregations of populations" versteht.

Besonders auffällig ist das Hinnehmen paraphyletischer Arten dann, wenn eine phylogenetische Art ein Aufspaltungsereignis überdauert. Dann ergibt sich eine Situation, die mit der Phylogenetischen Systematik nicht mehr in Einklang steht: Die Phylogenetische Systematik will die Verwandtschaftsverhältnisse darstellen. Eine Art, die eine Aufspaltung überdauert, besteht aber aus zwei Abschnitten: Jenem, der zeitlich vor der Aufspaltung existierte, und jenem, der danach existierte. Diese beiden Abschnitte stehen, wie oben in anderem Zusammenhang erläutert, in völlig verschiedenen Verwandtschaftsbeziehungen: Der erste – ältere – Abschnitt einer solchen Art ist mit seinem zweiten Abschnitt und jenem Zweig, der einer anderen Art angehört, gleichermaßen verwandt. Der zweite Abschnitt aber steht zu der anderen Art in einem Schwestergruppenverhältnis. Damit werden mit diesem phylogenetischen Artkonzept Taxa geschaffen, die mit dem Fundament der Phylogenetischen Systematik – nämlich der Theorie, was stammesgeschichtliche Verwandtschaft ist – nicht in Einklang stehen.

Das Phylogenetische Artkonzept von MISHLER, DONOGHUE, THERIOT et al. (Autapomorphie-Konzept)

Nach ROSEN (1978, 1979), MISHLER & DONOGHUE (1982) und MISHLER & THERIOT (2000a) sollten Arten durch Autapomorphien charakterisiert werden (siehe oben): „A species is the least inclusive taxon recognized in a formal phylogenetic classification. As with all hierarchical levels of taxa in such a classification, organisms are grouped into species because of evidence of monophyly" (MISHLER & THERIOT 2000a). Nun wird „Monophylie" von ihnen wie folgt definiert: „Alle und nur die Nachkommen eines gemeinsamen Vorfahrens". Aber eine monophyletische Gruppe enthält HENNIG zufolge eine Stammart und alle ihre Nachkommen. Damit erreichen es MISHLER & THERIOT aber, Stammarten übergehen zu können. Damit ist das Autapomorphie-Konzept ein Artkonzept nur für solche Arten, die heute existieren bzw. nachkommenlos erloschen sind. Dieser „synchrone Ansatz", so MISHLER & THERIOT, sei nötig, um die Paradoxa zu vermeiden, die bei einer Klassifizierung von Vorfahren mit Nachkommen auftreten. HENNIG aber hatte deutlich gemacht, dass die Stammesgeschichtsforschung von der Existenz dieser Stammarten ausgehen muss. Wenn nun ein Artkonzept diese Arten ausklammert, dann ist das Konzept entweder unzulänglich oder es steht nicht auf dem Boden der Phylogenetik (s. auch WHEELER & PLATNICK 2000b: 140 und die Antwort hierauf von MISHLER & THERIOT 2000b: 179-180).

Des weiteren brauchen sich bei einem Speziationsvorgang in zwei Tochtertaxa in nur einem der beiden neuen Zweige Autapomorphien zu entwickeln, der andere kann relativ ursprünglich bleiben. Damit kann nach dem Autapomorphie-Artkonzept der Fall eintreten, dass von einem Schwesterartenpaar nur eine der beiden Tochterarten eine eigene Art ist. Der andere Zweig umfasst – wie auch nach dem evolutionären Artkonzept von Wiley und dem phylogenetischen Artkonzept sensu Platnick & Wheeler –, durch Symplesiomorphien vereinigt, Stammformen und eine der beiden Schwesterarten und wird somit zu einer paraphyletischen Gruppierung.

Auch mit diesem Artkonzept werden Arten als Gruppierungen individueller Träger bestimmter Merkmale aufgefasst, und dabei werden unter Umständen die Grenzen von realen Einheiten der Natur ignoriert.

Fazit

Arten im Sinne genetisch absolut isolierter Einheiten (= Arten im Sinne des Biospezies- oder Syngameon-Konzeptes) sind reale Einheiten der Natur und als solche evolvierende Systeme, die wie alles Dingliche einen definitiven Anfang und ein definitives Ende ihrer Existenz haben. Unter der Prämisse, dass die Naturwissenschaften uns die natürlichen Dinge und Phänomene zu erklären haben, kommt nur Arten in diesem Sinne wissenschaftliche Relevanz zu, und damit sind solche Arten in allen biologischen Disziplinen als Grundlage zu betrachten. Biospezies bestehen ihrerseits aus subordinierten Systemen, den Populationen (in der Taxonomie häufig Subspezies). Differenzierendes Kriterium zwischen Art und Population ist die genetische Isolation im Falle der Spezies.

Der Taxonom hat diese Arten aufzuspüren und ihren Umfang zu ermitteln. Die Beschreibung einer jeden Art ist somit eine Hypothese, denn man kann sich in der Einschätzung der Grenzen einer Art irren. Man ist damit in der gleichen Situation wie der Systematiker, der eine Hypothese formuliert, wenn er eine bestimmte Gruppe von Arten für ein Monophylum hält. Diese Hypothesen können überprüft werden. Wären Arten oder die Artengruppen Klassen, dann wären wissenschaftlicher Irrtum, Überprüfung und Korrektur nicht möglich. Mehr noch: Würde es keine Arten und Monophyla als dingliche Systeme geben, dann gäbe es keine Verwandtschaftshypothesen, denn naturwissenschaftliche Hypothesen und Theorien beziehen sich auf (hypothetisch) real-objektive Gegebenheiten.

Artkonzepte, die zur Konstruktion paraphyletischer Arten führen, stehen im Konflikt mit der Forderung, in der Praxis den natürlichen Einheiten Entsprechungen gegenüberzusetzen. Wenn man aber in der Praxis lediglich aufgrund von Kenntnisdefiziten Arten artifiziell umgrenzt, dann ist das eben wegen des begrenzten Kenntnisstandes temporär unvermeidlich. Aber dann erfolgt dies vor dem Hintergrund der Forderung, mit zunehmender Kenntnis die Hypothesen über die Position der Artgrenzen so zu korrigieren, dass sie den natürlichen Artgrenzen kongruent werden. Die beiden erwähnten phylogenetischen Artkonzepte – das von MISHLER, DONOGHUE, THERIOT u.a. und das von NIXON, WHEELER und PLATNICK – hingegen sind bewusst praxisorientiert, dienen bestimmten Zwecken und führen als typologische Konzepte (s. MAYR 2000b: 98) zur Bildung von Klassen. Artkonzepte sollten aber vielmehr unabhängig von irgendwelchen Methodologien entwickelt werden, zum Beispiel unabhängig von Ansätzen zur Ermittlung der phylogenetischen Beziehungen. Theorien über Arten gehen logischerweise der phylogenetischen Analyse voraus; die Existenz von Arten ist unabhängig von den Techniken der Systematiker (WILLMANN & MEIER 2000: 109).

Die phylogenetische Struktur des Lebens besteht weitgehend in Monophyla. Arten im Sinne des Biospezies-Konzeptes aber können paraphyletisch sein. Das Biospezies-Konzept und die Phylogenetische Systematik stehen also zum Teil in Widerspruch zueinander. Eine Lösung des Konfliktes wäre möglich, wenn man ein Monophylum nicht – wie meist geschrieben wird – als eine Einheit versteht, die aus einer Stamm<u>art</u> und allen ihren Nachkommen besteht, sondern als aus einer Stamm<u>*form*</u>

(raum-zeitlich dimensionierter Population) und allen ihren Nachkommen. Mit paraphyletischen Biospezies als Elementen des phylogenetischen Systems würden auch deren Nachkommen zwangsläufig eine paraphyletische Gruppierung. Um die Forderung nach Monophyla im System der Organismen zu erfüllen, ist es notwendig, bis in den innerartlichen Bereich hinein konsequent die Abstammungsbeziehungen widerzuspiegeln. Entweder also orientiert man sich am Biospezies-Konzept, zum Beispiel, um die Position reproduktiver Lücken zu ermitteln und damit aufzuzeigen, zwischen welchen Populationen bereits Isolation besteht – dies ist z.B. evolutionsbiologisch bedeutsam –, oder man stellt konsequent und unter Umständen unter Durchbrechung der Grenzen von Biospezies die Verwandtschaftsbeziehungen dar. Diese Durchbrechung ist notwendig, wenn in detaillierter Darstellung der Verwandtschaftsbeziehungen Teilgruppen einer Biospezies als Stammformen auf sie zurückgehender Artengruppen ausgewiesen werden müssen.

Mehrere Vorstellungen, die im Zusammenhang mit den sogenannten phylogenetischen Artkonzepten entwickelt worden sind, sind nicht akzeptabel: (1) „Speziationen" innerhalb einer sich nicht verzweigenden Linie und (2) merkmalsbezogene Artkonzepte, denn nicht Merkmale machen Taxa (Taxa hier als ‚natürliche Taxa' sensu WILEY 1981), sondern die Geschichte macht die Taxa: Die Geschichte eines Taxons beginnt mit seiner Verselbständigung. Durch Aussterben oder im Falle von Arten durch Auflösung in Tochtertaxa oder auch durch Fusion (letzteres nur im Falle von Populationen) wird die Geschichte eines Taxons beendet.

Zusammenfassung

Indem mit dem Biospezies- bzw. Syngameon- Konzept versucht wird, Arten im Sinne realer Einheiten der Natur (natürliche Dinge) zu erfassen, werden wissenschaftlichen Hypothesen über Umfang und Anzahl der tatsächlich existierenden natürlichen Arten aufgestellt. Es wird erörtert, ob es berechtigt ist, Arten als natürlichen Dingen äquivalente Klassen und damit lediglich als Konzepte aufzufassen, und ob das evolutionäre Artkonzept und die sog. phylogenetischen Artkonzepte dem Biospezies-Konzept überlegen sind.

Arten im Sinne von Ähnlichkeitsgruppierungen (Klassen) sind historisch bedeutsam für eine vorläufige Übersicht der organismischen Vielfalt. Es gibt sie aber auch als zweckbezogene Gruppierungen von Individuen unter Bezugnahme auf bestimmte Eigenschaften, zum Beispiel zum Zwecke des Merkmalsvergleichs in manchen Ansätzen der Kladistik. Zu Arten im Sinne von Klassen gibt es keine Hypothesenbildung. Das gilt auch für die vielen Formen paraphyletischer Arten. Entsprechend den Möglichkeiten, Arten oder Teile von Arten als paraphyletische Gruppierungen zu umgrenzen, gibt es unterschiedliche Widersprüche zu den Prinzipien der Phylogenetischen Systematik. Aber es bestehen auch prinzipielle Widersprüche zwischen den Forderungen der Phylogenetischen Systematik und dem Biospezies-Konzept.

Literatur

AX P. (1984): Das Phylogenetische System. Systematisierung der lebenden Natur aufgrund ihrer Phylogenese. — G. Fischer. Stuttgart, New York.

AX P. (1995): Das System der Metazoa I. — G. Fischer Verlag, Stuttgart, Jena, New York, 226 pp.

BRAUER F. (1885): Systematisch-zoologische Studien. 1. System und Stammbaum. — Sitzber. Kaiserl. Akad. Wiss. math.-nat. Cl. **91**, 1. Abt.: 237–413.

BUNGE M. (1979): Treatise on basic philosophy 4. Ontology II: A world of systems. — D. Reidel, Dordrecht, Boston, London.

CRACRAFT J. (1987): Species concepts and the ontology of evolution. — Biology and Philosophy **2**: 329–346.

CRACRAFT J. (2000): Species concepts in theoretical and applied biology: a systematic debate with consequences. — In: WHEELER Q.D. & R. MEIER (eds.), Species Concepts and Phylogenetic Theory. Columbia University Press, New York: 3–14.

DATHE H. (2003) (Hrsg.): Lehrbuch der Speziellen Zoologie I (Wirbellose Tiere) 5. Teil: Insecta. — Spektrum Akademischer Verlag/G. Fischer, Heidelberg, Berlin, 961 pp.

ELDREDGE N. & J. CRACRAFT (1980): Phylogenetic Patterns and the Evolutionary Process. — Columbia University Press, New York.

ENGELMANN G.F. & E.O. WILEY (1977): The place of ancestor-descendant relationships in phylogenetic reconstruction. — Syst. Zool. **26**: 1–11.

GRANT V. (1957): The plant species in theory and practice. In: MAYR E. (ed.), The Species Problem. — Am. Assoc. Adv. Sci. Publ. **50**: 39–80, Washington.

HENNIG W. (1950): Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. — Aufbau Verlag, Berlin.

HENNIG W. (1962): Veränderungen am phylogenetischen System der Insekten seit 1953. — Bericht 9. Wanderversammlung dtsch. entomol. Gesellschaft **1961**: 29–42.

HENNIG W. (1966): Phylogenetic Systematics. — University of Illinois Press, Urbana.

HULL D.L. (1979): The limits of cladism. — Syst. Zool. **28**: 416–440.

KEY K. (1981): Species, parapatry, and the morabine grasshoppers. — Syst. Zool. **30**: 425–458.

MAHNER M. (1993): What is a Species? — Journal for General Philosophy of Science **24**: 103–126.

MAHNER M. (1994): Phänomenalistische Erblast in der Biologie. — Biol. Zentralbl. **113**: 435–448.

MAHNER M. & M. BUNGE (1997): Foundations of Biophilosophy. — Springer Verlag, Berlin, Heidelberg.

MAYR E. (1942): Systematics and the Origin of Species. — Columbia University Press, New York.

MAYR E. (1957): Difficulties and importance of the biological species concept. — In: MAYR E. (ed.), The Species Problem. Amer. Assoc. Adv. Sci. Publ. **50**: 371–388.

MAYR E. (2000a): The biological species concept. — In: WHEELER Q.D. & R. MEIER (eds.), Species Concepts and Phylogenetic Theory. Columbia University Press, New York: 17–29.

MAYR E. (2000b): A critique from the biological species concept perspective: what is a species, and what is not? — In: WHEELER Q.D. & R. MEIER (eds.), Species Concepts and Phylogenetic Theory. Columbia University Press, New York: 93–100.

MEIER R. & R. WILLMANN (2000): The Hennigian species concept. — In: WHEELER Q.D. & R. MEIER (eds.), Species Concepts and Phylogenetic Theory. Columbia University Press, New York: 30–43.

MISHLER B.D. & M.J. DONOGHUE (1982): Species concepts: a case for pluralism. — Syst. Zool. **31**: 491–503.

MISHLER B.D. & E.C. THERIOT (2000a): The phylogenetic species concept (sensu MISHLER and THERIOT): monophyly, apomorphy, and phylogenetic species concepts. — In: WHEELER Q.D. & R. MEIER (eds.), Species Concepts and Phylogenetic Theory. Columbia University Press, New York: 44–54.

MISHLER B.D. & E.C. THERIOT (2000b): A defense of the phylogenetic species concept (sensu MISHLER and THERIOT). — In: WHEELER Q.D. & R. MEIER (eds.), Species Concepts and Phylogenetic Theory. Columbia University Press, New York: 179–184.

NIXON K.C. & Q.D. WHEELER (1990): An amplification of the phylogenetic species concept. — Cladistics **6**: 211–223.

ROSEN D.E. (1978): Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. — Syst. Zool. **27**: 159-188.

ROSEN D.E. (1979): Fishes from the uplands and intermontane basics of Guatemala: revisionary studies and comparative biogeography. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **162**: 267–376.

SAUER K.P. & R. HENSLE (1977): Reproduktive Isolation, ökologische Sonderung und morphologische Differenz der Zwillingsarten Panorpa communis L. und P. vulgaris Imhoff und Labram (Insecta, Mecoptera). — Z. zool. Syst. Evolut.-forsch **15**: 169–207.

SOBER E. (1988): Reconstructing the Past. — MIT Press, Cambridge, Ma.

WHEELER Q.D. & N.I. PLATNICK (2000a): The phylogenetic species concept (sensu WHEELER and PLATNICK). — In: WHEELER Q.D. & R. MEIER (eds.), Species Concepts and Phylogenetic Theory. Columbia University Press, New York: 55–69.

WHEELER Q.D. & N.I. PLATNICK (2000b): A critique from the Wheeler and Platnick phylogenetic species concept perspective: problems with alternative concepts of species. — In: WHEELER Q.D. & R. MEIER (eds.), Species Concepts and Phylogenetic Theory. Columbia University Press, New York: 133–145.

WHEELER Q.D. & R. MEIER (2000): Species Concepts and Phylogenetic Theory. — Columbia University Press, New York, 230 pp.

WILEY E.O. (1978): The evolutionary species concept reconsidered. — Syst. Zool. **27**: 17–26.

WILEY E.O. (1979): Ancestors, species, and cladograms. — In: CRACRAFT J. & N. ELDREDGE (eds.), Phylogenetic Analysis and Paleontology. Guildford, New York: 221–225.

WILEY E.O. (1981): Phylogenetics. The Theory and Practice of Phylogenetic Systematics. — Wiley-Interscience, New York.

WILEY E.O. & R.L. MAYDEN (2000): The evolutionary species concept. — In: WHEELER Q.D. & R. MEIER (eds.), Species Concepts and Phylogenetic Theory. Columbia University Press, New York: 70–89.

WILLMANN R. (1985): Die Art in Raum und Zeit. — P. Parey Verlag, Hamburg, Berlin.

WILLMANN R. (1987): Mißverständnisse um das biologische Artkonzept. — Paläont. Z. **61**: 3–15.

WILLMANN R. (1989): Evolutionary or biological species. — Abh. naturwiss. Ver. Hamburg (NF) **28**: 95–110.

WILLMANN R. (2003): Evolution und Vielfalt der Insekten. — In: GRADSTEIN S., WILLMANN R. & G. ZIZKA (Hrsg.): Biodiversitätsforschung. Die Entschlüsselung der Artenvielfalt. Kleine Senckenberg-Reihe **45**, Frankfurt/M.: 27–40.

WILLMANN R. & R. MEIER (2000): A critique from the Hennigian species concept perspective. — In: WHEELER Q.D. & R. MEIER (eds.), Species Concepts and Phylogenetic Theory. Columbia University Press, New York: 101–118.

Anschrift des Verfassers:

Univ.-Prof. Dr. Rainer WILLMANN
Institut für Zoologie und Anthropologie der Universität
und Zoologisches Museum
Berliner Str. 28
D-37073 Göttingen, Germany
E-Mail: rwillma1@gwdg.de